УДК 594.382:575.832

А. А. Байдашников

О ВИДОВОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ МОЛЛЮСКОВ РОДА MENTISSA (GASTROPODA, CLAUSILIIDAE)

Виды эндемичного для горного Крыма рода *Mentissa* имеют разную степень морфологической обособленности (Байдашников, 1990). Они населяют различные горные местообитания и фитоценозы, отличаясь вертикальной фитоценотической приуроченностью и ареалами. Так, *M. canalifera* обитает в подстилке и среди валежника только в лесах 2—3-го поясов * по всему горному Крыму. *M. gracilicosta* и *M. velutina* являются облигатными петробионтами и обитают в лесах, редколесьях и на томиллярах — безлесных скальных обнажениях с очень редкими кустарничками и травостоем (Шеляг-Сосонко и др., 1980), но при этом *M. gracilicosta* распространен в 1—2-м поясах на юго-западе и дизъюнктивными островами на востоке горного Крыма, а *M. velutina* — во 2—4-м поясах центрального участка Главной гряды Крымских гор (см. дальше).

M. canalifera среди видов рода наиболее обособлен морфологически (по строению раковины и гениталий), приближаясь частично к подродовому уровню. Поэтому по многочисленным наблюдениям за этим видом в течение трехлетней работы не обнаружено гибридов с двумя другими представителями рода, с которыми он часто встречается совместно благодаря широкому ареалу в горно-лесном Крыму. Следовательно, предкопуляционные изолирующие механизмы представлены достаточно полно у *M. canalifera*, и можно говорить о тройном барьере нескрещиваемости — значительные отличия в строении гениталий, разные местообитания и вертикальная фитоценотическая приуроченность. По-видимому, существуют и посткопуляционные изолирующие механизмы.

Таким образом, *M. gracilicosta* и *M. velutina* вполне обособлены от предыдущего вида, но в меньшей степени дифференцируются между собой морфологически и экологически. Так, они значительно отличаются по строению раковины и меньше — по строению гениталий. Оба вида являются облигатными петробионтами, но разобщены разной вертикальной приуроченнностью и ареалом. Поэтому в целом они отличаются между собой больше, чем явные подвиды, и не связаны переходом промежуточных популяций как некоторые подвиды одного из них — *M. gracilicosta* **.

Среди последних двух видов *M. gracilicosta*, безусловно, является более старым, хорошо дифференцированным морфологически и экологически, что обусловлено древностью формирования. На последнее указывает широкий для горного Крыма и дизъюнктивный ареал, а также наличие нескольких подвидов. О древности формирования можно еще судить по тому, что *M. gracilicosta* вместе с *M. canalifera* и некоторыми эвксинскими реликтами — *Vitrea pygmaea* населяют фитоценозы, ядро которых сформировалось в плиоцене и включает древнекрымские элементы флоры еще более раннего формирования (Шеляг-Сосонко и др., 1980, 1987). В свою очередь, эвксинские реликты — это представители еще неогеновой лесной малакофауны (Дамянов, Лихарев, 1975).

Третий вид — *M. velutina* по сравнению с двумя остальными является более молодым и потому с менее продвинутой видовой дифферен-

* Вертикальное распределение растительного покрова горного Крыма отражено у Шеляг-Сосонко и др. (1980, 1985).
** Описание подвидов *M. gracilicosta* находится в печати.

циацией, в первую очередь, из-за небольших отличий в строении гениталий и совпадения местообитаний с *M. gracilicosta*. При этом возникает вопрос, насколько они обособлены, что сводится главным образом к тому, фертильны или стерильны друг с другом эти два таксона? Ответ на возникший вопрос неожиданно был найден в естественных условиях.

При уточнении распространения *M. gracilicosta* и *M. velutina* обнаружено соприкосновение их ареалов в нескольких местах на юго-западе Крымских гор: вблизи села Соколиное (на горе Орлиный Залет и в Большом Каньоне Крыма), в самой западной части Ай-Петринской яйлы между селами Соколиное и Оползневое, на южном склоне этой яйлы возле последнего села и над Симеизом — Алупкой. Западнее и южнее линии соприкосновения ареалов широко распространен *M. gracilicosta* (на севере от каньона р. Бельбек до Севастополя). Восточнее линии соприкосновения ареалов — по центральному участку Главной гряды простирается ареал *M. velutina* вдоль Ай-Петринской яйлы и ее склонов через Ялтинскую и Никитскую яйлу до восточной части Бабуган-яйлы. Вследствие разной вертикальной приуроченности этих двух видов *M. gracilicosta* еще распространен в приморской части восточнее Оползневого до Алупки под ареалом *M. velutina*, охватывающего здесь верхнюю часть склонов под Ай-Петринской яйлой. Кроме того, под горой Ай-Петри обнаружены изолированные популяции *M. gracilicosta* с переходом между двумя его подвидами, которые обособлены от основных популяций тех же подвидов ареалом *M. velutina*. Это свидетельствует об относительно недавнем сокращении распространения у *M. gracilicosta* и его расширении у *M. velutina* по Ай-Петринской яйле и ее склонам.

M. gracilicosta и *M. velutina* в целом имеют обособленные ареалы, поэтому обнаруженное соприкосновение их ареалов является исключительным случаем. Линия соприкосновения не везде отчетливая. Она прерывается участками с выровненным рельефом, лишенных обнажений скальных пород и непригодных для обитания этих двух петробионтов. Поэтому прямой контакт между их популяциями встречается лишь в отдельных местах. Здесь линия соприкосновения ареалов преобразуется в зону контакта популяций шириной от 200—300 м возле с. Оползневое до 600 м в самой западной части Ай-Петринской яйлы. Зона контакта суживается или расширяется, часто исчезая, в зависимости от скученности скальных пород, и занята гибридными особями, т. е. является зоной интерградации.

Поперек этой зоны с наличием гибридных особей сделаны по четыре выборки моллюсков (2 крайние и 2 промежуточные). У собранных особей в одинаковых экологических условиях признаки раковины и клаузилия последовательно переходят от одного вида к другому (рис. 1, 2, см. 3-ю стр. обложки), причем, цвет поверхности раковины — от светло- или темно-коричневого у *M. gracilicosta* до черничного у *M. velutina*. По строению гениталий этот переход менее примечателен из-за слабее выраженных отличий обоих видов (у первого яйцевод и соответственно псевдоэпифаллус чуть короче, чем у второго).

Признаки *M. velutina*, как и *M. gracilicosta*, стабильны на всем протяжении их ареалов, свидетельствуя о достаточно сбалансированных их генокомплексах. Однако гибридные особи во всех выборках очень изменчивы. Чаще они крупнее исходных видов, с более одутловатыми последними оборотами и немного искаженной скульптурой, которая нередко не вписывается в промежуточную. Очевидно, это обусловлено дезинтерграцией родительских генокомплексов. Следствием дезинтерграции является также ослабленная жизнестойкость гибридов, которая как и в случаях с насекомыми (Nichols et al., 1988), по-видимому, обусловлена частичным распадом адаптивных генных комбинаций при гибридизации. Вероятно, этим обусловлена также малочисленность гибридов и, в первую очередь, их взрослых особей. Очевидно, до взрослого состояния доживают немногие из них, поскольку гибридная молодь менее жизне-

стойка, чем у исходных видов. Обнаруженные гибриды способны к размножению, т. к. они встречаются ближе к середине зоны интерградации, куда вряд ли могут мигрировать особи родительских видов. Конечно, такой перенос немногих моллюсков возможен из других мест дождевыми потоками. Однако множество пустых (погибших) раковин гибридной молоди свидетельствует об их повышенной смертности по сравнению с особями родительских видов, среди которых по визуальной оценке значительно меньше пустых ювенильных раковин. Зона интерградации между *M. gracilicosta* и *M. velutina* очень узкая (300—600 м). А известно, что в случаях нормальной жизнестойкости гибридов она достигает ширины многих километров (White, 1985). Поэтому совокупности малочисленных гибридов с их низкой жизнестойкостью нельзя назвать популяциями. Следовательно, *M. velutina* — это «полувид» (Майр, 1974), тяготеющий больше к видовому рангу, чем к подвидовому. Признаки *M. velutina* возникли как адаптации к обитанию в иных, чем *M. gracilicosta*, вертикальных зонах. При этом они коснулись, в первую очередь, строения раковины, более зависимой от внешней среды, и в меньшей степени — строения гениталий. Небольшие отличия по половой системе между ними, по-видимому, не препятствуют копуляции, о чем свидетельствует наличие гибридов.

Полосу с гибридными особями следует рассматривать как зону вторичной интерградации, учитывая обособленные популяции *M. gracilicosta* и цельный ареал *M. velutina*. Данная зона образовалась между ранее изолированными популяциями этих двух видов. Их изоляция, очевидно, была связана с территориальной разобщенностью, усиливаемой разной вертикальной приуроченностью, и могла нарушиться, например, изменением фитоклиматических условий горного Крыма (см. дальше). Случаи гибридизации аллопатрических видов встречаются не так уж редко в природе и возникают при нарушении барьеров нескрещиваемости, выраженных экологически и (или) территориально. При этом чаще всего их репродуктивные отношения ранее вообще не были известными из-за изоляции (Майр, 1974; White, 1985). Случаи же вторичных встреч полувидов среди Clausiliidae отмечаются в некоторых работах Нордзика (Nordsieck, 1984).

Наблюдаемая зона вторичной интерградации установилась согласно равновесию адаптивных потенций *M. gracilicosta* и *M. velutina*. Расширению зоны противостоят хорошо коадаптированные генофонды их популяций, действующие как стабилизирующие системы (Майр, 1974) и сохраняющие свою целостность, а главное — ослабленная жизнестойкость гибридов, не способных образовывать промежуточные популяции. Вероятно, при фитоклиматических изменениях зона вторичной интерградации может лишь смещаться, но вряд ли существенно отразиться на генофонде контактирующих популяций до возникновения более полного набора предкопуляционного изолирующего механизма скрещивания у *M. velutina*.

Таким образом, различия в генокомплексах *M. gracilicosta* и *M. velutina* препятствуют образованию перехода между ними. Однако в процессе формирования *M. velutina* и его обособления от *M. gracilicosta* такие переходы существовали. Об этом свидетельствуют изолированные популяции с промежуточными признаками особей между этими видами.

На Демерджи, Северной Демерджи и Чатырдаге (между Алуштой и Симферополем) обитает один из подвидов *M. gracilicosta*. Особи его популяций на Чатырдаге изменяются от характерных подвиду на восточных склонах нижнего плато (возле Перевального) до промежуточных между ним и *M. velutina* на верхнем плато, хотя последний вид здесь не распространен. Растянутый на 7—8 км переход признаков между особями с разных мест Чатырдага не имеет ничего общего с разными вертикальными клинами *M. gracilicosta* и *M. velutina*, отличающимися лишь размерами. Примерно посередине соседней Бабуган-яйлы — на са-

мой восточной окраине ареала *M. velutina* тоже обнаружены одиночные популяции особей с такими же промежуточными признаками, хотя там не распространен уже *M. gracilicosta*. Популяции этих промежуточных особей не смешиваются с таковыми *M. velutina*, так как на яйле рассматриваемые моллюски обитают только на томиллярах, разделяемых сотнями метров или километровыми участками с лугами и горно-луговыми степями по выположенным местам. Следовательно, изоляция популяций промежуточных особей на вершинах разных хребтов Главной гряды свидетельствует о протяженном переходе между *M. gracilicosta* и *M. velutina* в прошлом.

Если на Чатырдаге и Бабуган-яйле сохранились отдельные промежуточные популяции между *M. gracilicosta* и *M. velutina*, то на юго-западе горного Крыма остались только их следы. Такими следами являются более широкая зона вторичной интерградации между *M. velutina* и популяциями *M. gracilicosta* из самой западной части Ай-Петринской яйлы (до 600 м) и некоторые особенности признаков у особей последних, которые частично приближаются к *M. velutina* и отличаются от особей популяций *M. gracilicosta* в других местах, в том числе интерградирующих с *M. velutina*.

Благодаря строению раковины (Байдашников, 1990) (более зависимому от внешних условий, чем организация гениталий), *M. velutina* адаптирован к криоксеротермным высокогорным местообитаниям горного Крыма. Поэтому его ареал ограничен, главным образом, прияйлинскими редколесьями и яйлами наиболее возвышенного центрального участка Главной гряды (от Бабуган-яйлы до Ай-Петринской яйлы) и, таким образом, достаточно обособлен от распространения *M. gracilicosta*, адаптированного к более теплым низкогорным местообитаниям. Эта вертикальная дифференциация местообитаний в соответствии с адаптациями раковины способствовала становлению сбалансированного видового генокомплекса и стабильных по ареалу признаков *M. velutina*, заметно отличающихся от *M. gracilicosta*. Постепенное обособление *M. velutina* от *M. gracilicosta* не вызывает сомнений, но процесс формирования репродуктивной изоляции еще не завершился к настоящему времени, о чем свидетельствует зона вторичной интерградации между ними. Данный процесс может продолжаться по пути начавшейся видовой дифференциации строения гениталий.

Изолированные пятна ареала *M. gracilicosta* на востоке горного Крыма вместе с основным распространением вида на его юго-западе свидетельствуют об обширном когда-то ареале единого вида со значительной вертикальной шириной по Главной гряде, учитывая еще распространение *M. velutina* и наличие переходов в относительно недавнем прошлом. При таком обширном ареале единого *M. gracilicosta* из-за отличий в экологических условиях разных высот должны были сформироваться вертикальные клины, которые известны у каждого вида наземных моллюсков в горной местности. Вероятно, тогда на наиболее возвышенном центральном участке Главной гряды под влиянием повышенной инсоляции в прохладных высокогорных местообитаниях в верхнезональных клинах начали развиваться адаптации, приведшие впоследствии к формированию *M. velutina*. Во время плейстоценовых похолоданий возрастала аридность климата горного Крыма, и широколиственные леса сокращали площади за счет экспансии сосновых лесов и редколесий, горно-луговых степей и томилляров (Шеляг-Сосонко и др., 1980, 1987; Дидух, 1987). Поскольку *M. gracilicosta* адаптирован к более теплым условиям нижних высот, то сокращение прежде обширного ареала этого вида связано именно с данными фитоклиматическими изменениями в плейстоцене. Однако одна из его вероятных форм в верхнезональных клинах наиболее возможный предок *M. velutina* — очевидно, могла быть более адаптированна к криоксеротермным условиям томилляров и редколесий. По-видимому, имея тогда адаптивное преимущество, она заняла со вре-

менем весь центральный участок Главной гряды. На это указывает современное распространение *M. velutina* в верхних поясах и отсутствие *M. gracilicosta* в нижних (кроме отдельных изолированных популяций в западной части) на центральном участке, что вряд ли является случайным совпадением при почти повсеместных здесь скальных обнажениях, вполне пригодных для обитания *M. gracilicosta*. Возникшее вертикально-территориальное обособление предковых форм *M. velutina* обеспечило им периферийное положение при слабой связи с *M. gracilicosta*. На первых этапах формирования *M. velutina* мог представлять собой лишь местную и одновременно верхне-зональную форму *M. gracilicosta*. Она была связана переходами с другими формами последнего, о чем свидетельствуют следы и остатки промежуточных популяций на западе и восточнее современного ареала *M. velutina*. Более поздние этапы формирования *M. velutina* связаны с дальнейшим развитием адаптаций к условиям крымских яйл (4-го пояса), которые могли лишь увеличить вертикальную разобщенность и с ней привести к полной изоляции от *M. gracilicosta*.

Предполагаемый процесс формирования *M. velutina* связан не с одним, а с несколькими фитоклиматическими изменениями плейстоцена в горном Крыму. Рассмотренная выше зона вторичной интерградации между *M. gracilicosta* и *M. velutina*, очевидно, образовалась в голоцене, когда ареал первого вида мог расшириться и прийти в соприкосновение с таковым второго, вследствие потепления и уменьшения аридности климата. Однако популяции *M. gracilicosta*, изолированные под горой Ай-Петри частью цельного ареала *M. velutina* (см. выше), свидетельствуют о более широком распространении, чем сейчас, первого вида именно на Ай-Петринской яйле и ее склонах до того, как сюда проник второй вид. Очевидно в рисс-вюрмское время *M. gracilicosta* имел обширное распространение и еще соединялся переходами с *M. velutina*. Однако при вюрмском фитоклиматическом изменении оно сократилось и разрушились переходы ко второму. В то же время ареал *M. velutina*, адаптированного к более криоксеротермным высокогорным местообитаниям, немного расширился и охватил эту яйлу и ее склоны, видимо, синхронно с распространением некоторых петробионтов и горно-степных эндемиков, обитающих теперь совместно с *M. velutina* на яйлинских томиллярах. На их обширное распространение в вюрмское время указывают многочисленные дизъюнктивные популяции в разных местах горного Крыма, особи которых морфологически не отличаются и, следовательно, имеют недавнее обособление.

Проникновение *M. velutina* на территорию Ай-Петринской яйлы и ее склонов могло произойти с соседней Ялтинской яйлы, на которой, как и на прилегающих к ней Никитской и Бабуганской яйлах, вероятно, проходили поздние этапы формирования *M. velutina* еще с рисс-вюрмского времени, поскольку о следах изменений в ареалах моллюсков рисского времени судить значительно труднее. На этих трех яйлах нет следов прошлых переходов между *M. gracilicosta* и *M. velutina*, а в нижних поясах под ними отсутствует первый вид. Следовательно, данная часть Главной гряды и является центром формирования *M. velutina*.

Развитие видообразования в роде *Mentissa* обусловлено фитоклиматическими условиями горного Крыма и их изменениями в прошлом. Оно протекало по двум основным направлениям: первое — формирование типично лесного обитателя (*M. canalifera*), второе — развитие адаптаций к скальному обитанию не только в лесах, но также в редколесьях и томиллярах (подвиды *M. gracilicosta* и *M. velutina*). Слабое фитоклиматическое разнообразие лесных массивов горного Крыма по сравнению, например, с Карпатами, ограничило первое направление только одним эволюционно стерильным видом. Наоборот, большое разнообразие в горном Крыму скальных местообитаний увеличило возможности формо- и видообразования второго направления. Развитие адаптаций к условиям

довольно разных местообитаний отразилось на морфологических особенностях видов обоих эволюционных направлений и породило значительную видовую обособленность *M. canalifera* от остальных представителей рода *Mentissa.*

Байдашников А. А. Обзор моллюсков рода Mentissa (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн.— 1990.— **69**, вып. 1.— С. 21—31.
Дамянов С. Г., Лихарев И. М. Сухоземни охлюви (Gastropoda terrestria).— София: Изд-во Болгарской АН, 1975.— 426 с.— (Фауна на България; Т. 4).
Дидух Я. П. Луга горного Крыма и история их формирования // Ботан. журн.— 1987.— 72, № 10.— С. 1346—1355.
Майр Э. Популяции, виды и эволюция.— М.: Мир, 1974.— 460 с.
Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П. Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Ботанико-географический очерк.— Киев: Наук. думка, 1980.— 184 с.
Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П., Молчанов Е. Ф. Государственный заповедник «Мыс Мартьян».— Киев: Наук. думка, 1985.— 256 с.
Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П., Безусько Л. Г. История развития фитоценофонда Украины // Зеленая Книга Украинской ССР.— Киев: Наук. думка, 1987.— С. 28—34.
Nichols R. A., Hewitt G. Genetical and ecological differentiation across a hybrid zone // Ecol. Entomol.— 1988.— **13**, N 1.— P. 39—49.
Nordsieck H. Neue Taxa rezenter europäischer Clausilien, mit Bemerkungen zur Bastardierung bei Clausilien (Gastropoda: Clausiliidae) // Arch. Molluskenk.— 1984.— **114**, N 4/6.— S. 189—212.
White M. J. D. Types of hybrid zones // Boll. zool.— 1985.— **52**, N 1/2.— P. 1—20.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 21.02.89

УДК 595.787

К. А. Ефетов

НОВЫЙ ВИД РОДА ADSCITA (LEPIDOPTERA, ZYGAENIDAE) ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

В сборах зеленых пестрянок (Zygaenidae, Procridinae) из Средней Азии, переданных для изучения В. С. Мурзиным, И. Г. Плющом, а также имеющихся в коллекции Института зоологии АН УССР (Киев), нами обнаружены экземпляры, исследование которых позволило отнести их к новому виду, описание которого приводится ниже.

Автор считает своим долгом выразить благодарность названным коллегам за предоставленный материал, а также А. К. Загуляеву за ценные советы при написании данной статьи.

Adscita tianshanica Efetov, sp. n.

Материал. Голотип ♂, Центральный Тянь-Шань, хребет Каинды, 3000 м, 15.07.1986 (В. Мурзин). Паратипы: 3 ♂ Центральный Тянь-Шань, хребет Каинды, 2700 м и 3000 м, 15.07.1986. (В. Мурзин); 22 ♂, 6♀ Киргизия, Иссык-Кульская обл., Сарыджаз, С. скл. хр. Каингды, Уччат, окр. Ташкоро, 2700—3000 м, 8.07.1984, 5.07 и 19.07.1985, 6.07,13.07—14.07, 17.07—22.07.1986 (И. Плющ); 2 ♂ КиргССР, Тянь-Шань, Иныльчек, 11.07.1985 (Ю. Щербина).

Голотип и паратип — ♀ переданы на хранение в Зоологический институт АН СССР (Ленинград), паратипы: в Зоологический музей Киевского университета (♂), Зоологический музей Московского университета (♂), 13 ♂ и 2 ♀ находятся в коллекции Института зоологии АН УССР (Киев).

Описание (рис. 1). Основные размеры: длина тела ♂ 9,0—10,0, ♀ 8,0—9,0; длина передних крыльев ♂ 12,2—16,0, ♀ 9,2—10,0; ширина передних крыльев ♂ 4,5—6,3, ♀ 3,9—4,2; длина задних крыльев ♂ 9,5—12,5, ♀ 6,9—7,5; длина усиков ♂ 5,7—7,5, ♀ 4,2—4,6 мм. Лоб и темя зеленые с металлическим блеском. Усики ♂ двоякогребенчатые, длина гребенки в средней части усика 0,6 мм; стержень жгутика постепенно су-